昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, May 2010, 53(5): 531 -539 ISSN 0454-6296

褐飞虱侵害后不同水稻品种根及叶片脱落酸含量的变化

刘井兰，吴进才*，于建飞，杨国庆
（扬州大学园艺与植物保护学院，江苏扬州 225009）

摘要：为了解褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (Stål)侵害后水稻耐虫性与植物体内源激素关系，应用酶联免疫吸附法(enzyme-linked immunosorbent assay，ELISA)研究褐飞虱若虫侵害分蘖期超级培矮 64S/E32 和 TN1，灌浆期协优 963 和 TN1 后根及叶片脱落酸(abscisic acid，ABA)含量变化。结果表明：褐飞虱侵害分蘖期超级培矮 64S/E32 和 TN1 后 3 d，叶片 ABA 含量显著上升，ABA 含量根冠比(根 ABA/叶片 ABA)显著下降；侵害后 6 d，超级培矮 64S/E32 叶片 ABA 含量显著下降，根冠比显著上升；但 TN1 叶片 ABA 含量在褐飞虱侵害后 3 d 和 6 d 显著上升，根冠比显著下降。褐飞虱侵害灌浆期协优 963 与分蘖期超级培矮 64S/E32 变化一致，TN1 在褐飞虱侵害后 3 d 叶片 ABA 含量显著上升，根冠比显著下降；侵害后 6 d，叶片 ABA 含量、ABA 含量根冠比均显著上升。由 ABA 含量变化百分比可见，分蘖期 ABA 含量变化幅度较灌浆期大；耐虫品种变化幅度较感虫品种大，持续期较感虫品种短；叶片变化幅度较根部大。褐飞虱侵害后，两种不同生育期两种抗性不同的水稻品种比较，耐虫品种叶片 ABA 含量先上升(3 d)后下降(6 d)，ABA 含量根冠比先下降(3 d)后上升(6 d)；感虫品种叶片 ABA 含量持续上升(3 d 和 6 d)，分蘖期 ABA 含量根冠比持续下降(3 d 和 6 d)，灌浆期 ABA 含量根冠比先下降(3 d)后上升(6 d)；耐、感虫水稻品种根部变化规律不明显。这些差别表明不同水稻(耐虫和感虫)品种受褐飞虱侵害后体内 ABA 含量变化规律不同。本研究结果对深入阐明水稻耐虫品种的机制具有重要参考价值。

关键词：褐飞虱；水稻品种；植物抗性；根；叶片；脱落酸含量
中图分类号：Q966 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296(2010)05-0531-09

Changes in levels of abscisic acid in roots and leaves of different rice varieties under infestation by *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae)

LIU Jing-Lan, WU Jin-Cai*, YU Jian-Fei, YANG Guo-Qing (School of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: To understand the relationship between rice tolerance and endogenous plant hormones under *Nilaparvata lugens* infestation, the response of abscisic acid (ABA) in roots and leaves at the tillering and grain-filling stages of representative rice varieties (super-high yield rice Peiai 64S/E32, Xieyou 963 and TN1) to *N. lugens* nymph infestation was studied using enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA). The results indicated that ABA contents in leaves at 3 d after *N. lugens* infestation at the tillering stage for super-high yield rice Peiai 64S/E32 and TN1 significantly increased. Ratio of ABA contents in roots to those in leaves (R∶L ratio) decreased significantly. ABA contents in leaves at 6 d after infestation for super-high yield rice Peiai 64S/E32 significantly decreased, but the R∶L ratio significantly increased. But ABA contents in leaves of TN1 significantly increased and the R∶L ratio decreased. At the grain-filling stage, change of ABA for Xieyou 963 was similar to Peiai 64S/E32 at the tillering stage. For TN1, ABA contents in leaves at 3 d after infestation increased and the R∶L ratio decreased. ABA contents in leaves at 6 d after infestation for 40 nymphs per plant and the R∶L ratio increased. Percent of increase or decrease of ABA contents showed that change of ABA contents at the tillering stage was greater than that at the grain-filling stage, and that for tolerant variety was greater than that for susceptible rice variety, but the effective duration was shorter. The change of ABA contents in leaves was greater than that in roots. Comparison of

基金项目：国家自然科学基金项目(30670323)；高等学校博士学科点专项科研基金资助课题(20061117001)；扬州大学科技创新培育基金(2007CXJ017)
作者简介：刘井兰，女，1974 年生，江苏邳州人，博士，副教授，研究方向为害虫综合治理与农药环境毒理，E-mail：drjinglan@yahoo.com.cn
*通讯作者 Corresponding author, Tel.: 0514-87979246; E-mail: jc.wu@public.yz.js.cn
收稿日期 Received: 2009-07-03；接受日期 Accepted: 2010-03-29

change of ABA contents of the two rice varieties showed that, for tolerant rice variety, ABA contents in leaves at 3 d after infestation increased and those at 6 d after infestation decreased, and the R∶L ratio at 3 d after infestation decreased, that at 6 d after infestation increased; while for the susceptible rice variety, ABA contents in leaves at 3 d and 6 d after infestation increased and the R∶L ratio decreased at the tillering stage at 3 d and 6 d. At the grain-filling stage, the R∶L ratio at 3 d after infestation decreased while that at 6 d after infestation increased. The change of ABA contents in roots after *N. lugens* infestation was not distinct. The results demonstrated that the effect of *N. lugens* on ABA contents in plants varied with rice variety (tolerant and susceptible). The findings have scientific value for ascertaining the tolerance mechanism of rice variety.

Key words: *Nilaparvata lugens*; rice variety; plant resistance; roots; leaves; abscisic acid (ABA) content

水稻在其生长过程中，受到自然环境各种生物为害，导致水稻产量严重损失，其中褐飞虱 Nilaparvata lugens (Stål)在我国南方近几年连续大暴发，致使每年水稻冒穿面积达百万亩以上。目前，利用水稻品种的抗、耐虫性是对褐飞虱进行综合治理的重要策略之一，这方面已有研究并鉴定出一些抗虫品种(吕仲贤等，2002)。但是，褐飞虱对抗性品种有很强的适应能力，易产生能危害原有抗性品种的新的生物型种群，导致抗性品种的使用寿命缩短甚至淘汰。植物耐虫性是植物抗虫性的一种机制，它是植物表现出具有忍受或补偿害虫取食为害后再生长和再繁殖的能力，是植物的一种防御策略(Strauss and Agrawal, 1999; Simms, 2000)。植物耐虫性在害虫综合治理中具有广阔的应用前景，它既不会诱发害虫新生物型的产生，又能有效地降低害虫为害的特性，这对害虫可持续治理和保持品种抗性的稳定有着重要的现实意义。植物耐虫性机理的研究涉及光合作用能力变化、同化产物的再分配、内源激素的变化、休眠分生组织的激活和补偿生长、储藏器官的利用、植物物候学和植株株型结构的变化等，耐虫植物受害部位细胞分裂素(CTK)含量显著升高(陈建明等，2005)。但是至今褐飞虱作为一种生物侵害水稻后植株体内脱落酸(abscisic acid, ABA)含量的变化国内外未见报道。

ABA 是重要的植物内源激素，主要由根系合成(Davies, 1987)，一般认为根系感受逆境信息，启动 ABA 合成系统，大量合成 ABA，作为逆境信号，经木质部传导运输到达茎的不同部位，调节植株水分的散失和叶片的生长(Nooden *et al.*, 1990; Steenvoorden and van Henegouwen , 1997)。ABA 也能直接参与植物体内保护机制的启动(Toh *et al.*, 2008)。目前有许多研究涉及外界环境因素的改变致使 ABA 产生胁迫反应，渗透胁迫、盐胁迫和冷胁迫下，水稻品种内源游离 ABA 含量迅速积累，且耐性品种积累的 ABA 量较敏感品种高(La Rosa *et al.*, 1987; 刘春玲等，2003)；土壤水分胁迫显著增加了稻株中特别是籽粒中 ABA 含量(陈新红等，2005)，寒冷、干旱胁迫(Zhang *et al.*, 2004; Mahajan and Tuteja, 2005; Thakur *et al.*, 2010)后植物体内部均会出现 ABA 含量的迅速上升。因此，研究不同耐、感虫水稻品种在褐飞虱侵害后根与叶片 ABA 含量的变化，对理解褐飞虱侵害后感虫水稻的虱烧有重要的意义，而且有可能把水稻 ABA 含量水平作为水稻耐虫性的一个生化指标。

1 材料和方法

1.1 供试水稻

以协优 963(中抗，耐虫)、超级培矮 64S/E32(耐虫)、TN1(感虫)作为供试品种。挑选饱满种子，清水浸种 12 h 后用次氯酸钠消毒 20 min，再用清水冲洗干净，放于 35℃ 阴处催芽，露出胚根后播于筛子筛过的细土中，待 4 叶期时清水洗去根部泥土，将其插入预备好的泡沫板孔中，每孔移栽 6 株幼苗，再将泡沫板放入充满 Espino 培养液(Yoshida, 1975)[储备液制备：大量元素 914 g NH_4NO_3，403 g $NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$，714 g K_2SO_4，3 240 g $MgSO_4 \cdot 7H_2O$，886 g $CaCl_2$，分别用 10 L 蒸馏水配制放在玻璃器皿中保存。微量元素 15.0 g $MnCl_2 \cdot 4H_2O$，0.74 g $(NH_4)_6MO_7O_{24} \cdot 4H_2O$，9.34 g H_3BO_3，77.0 g $FeCl_3 \cdot 6H_2O$，0.35 g $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$，0.31 g $CuSO_4 \cdot 5H_2O$，119 g 柠檬酸，先各物质溶解后与 500 mL 浓 H_2SO_4 混在一起，加蒸馏水至 10 L 放在玻璃器皿中保存。培养液制备：4 L培养液的每种大量元素及微量元素储备液的毫升数分别取 5 mL]的小桶(高 13.7 cm，直径为 10.4 cm)中水培，每天用酸或碱调试使 pH 保持在 5.0 左右，每 6 d 更换一次营养液，2 周后将每穴

水稻分单株培养至分蘖盛期，每株水稻取一主茎两分蘖作为分蘖期 ABA 含量测定的实验材料。

灌浆期材料的获取：秧苗期生长同上，移栽后将水稻单株移栽至土壤来源一致的小桶中，保证每桶的水稻生长营养条件一致，让其生长至灌浆期。

1.2　供试虫源

实验中所用褐飞虱来自于中国水稻研究所(杭州)。接虫试验前，褐飞虱在养虫圃中繁殖 2 个世代。

1.3　实验方法

1.3.1　接虫安排：分蘖期接虫处理为 30，60，90 头 4 ~5 龄褐飞虱/株，灌浆期接虫处理为 40，80，120 头 3 ~4 龄褐飞虱/株。接虫后 24 h，检查一次处理飞虱数量，如有死亡，补足至所设计的密度，对照不接虫。

1.3.2　采样：接虫后 3 d 和 6 d 各取样一次；所有处理取样部位均为水稻倒 1 至倒 3 叶片和根。采样量为 0.4500 ~0.4505 g，样品称重后迅速液 N_2 冷冻，放于低温冰箱中保存，等待样品处理。整个实验过程中水培水稻及土培水稻均在自然气候条件下生长，4 次重复。每个处理只采样 1 次。

1.3.3　ABA 含量测定：ABA 试剂盒由北京北农为天生物技术有限公司提供。按试剂盒说明书对样品进行研磨、提取、冷冻离心、C_{18} 过滤等处理后，进行 ELISA 测定，在 10 mL 包被缓冲液中加入一定量的包被抗原，混匀，在酶标板每孔中加 100 μL，37℃下温育 3 h，洗板 3 次，甩干。加入 ABA 4 种不同浓度的标准样，再加入待测样和抗体，37℃竞争 0.5 h，洗板 5 次，甩干。然后加入二抗，37℃反应 30 min，洗板 5 次后加底物显色，显色适当时加入 2 mol/L 硫酸终止反应。用2 000 ng/mL 浓度孔(即标准曲线最高浓度孔)调 0，在酶联免疫分光光度计上依次测定不同浓度的标准样和各待测样品在波长 492 nm 处的吸光值，求得样品中激素的含量。

$$A = (N \cdot V2 \cdot V3 \cdot B)/(V1 - W)$$

式中：A 为激素的含量(ng/g)；N 为样品中激素的质量浓度(ng/mL)；$V2$ 为提取样品后，上清液的总体积；$V3$ 为真空浓缩后用样品稀释液定容的体积；B 为样品的稀释倍数(样品稀释液定容以后的稀释倍数)；$V1$ 为进行真空浓缩干燥的上清液体积(当提取的上清液全部进行真空浓缩干燥时，$V1$ 与 $V2$ 的体积是相等的)；W 为样品的鲜重。

1.4　数据分析

数据统计分析采用 DPS 软件系统提供的软件包(唐启义和冯明光，2002)。各品种各数据未经数据转换。采用三因素方差分析，分析水稻品种、器官(根、叶片)、褐飞虱密度对水稻 ABA 含量的影响；多重比较采用均采用 Duncan 氏新复极差法。

2　结果与分析

2.1　褐飞虱侵害分蘖期两水稻品种后根、叶片(冠)ABA 含量的变化

2.1.1　不同水稻品种、器官和接虫密度间 ABA 含量的差异显著性和交互作用分析：水稻分蘖期，褐飞虱侵害后 3 d，品种间、根冠间、接虫密度间 ABA 含量均有显著差异(F =2 967.8，df =1，32，P =0.00001；F =276.9，df =1，32，P =0.00001；F =5.1，df =3，32，P =0.00552)。品种器官间、品种接虫密度间、器官与接虫密度间均有显著交互作用(F = 20.4，df = 1，32，P = 0.00008；F = 4.4，df =3，32，P =0.01029；F =29.2，df =3，32，P =0.00001)。品种、器官、接虫密度间有显著交互作用(F =18.4，df =3，32，P =0.00001)(表 1，图 1)。

表 1　褐飞虱若虫侵害分蘖期两水稻品种后 ABA 含量的方差分析

Table 1　Analysis of variance for ABA contents in rice under infestation by *Nilaparvata lugens* nymphs at the tillering stage

变异来源 Variance source	褐飞虱侵害后天数 Days after infestation (d) 3		6	
	F 值 *F* value	*P* 值 *P* value	*F* 值 *F* value	*P* 值 *P* value
A	2 967.8	0.00001	5 071.9	0.00001
B	276.9	0.00001	493.9	0.00001
C	5.1	0.00552	13.1	0.00001
A×B	20.4	0.00008	0.4	0.54249
A×C	4.4	0.01029	37.5	0.00001
B×C	29.2	0.00001	4.9	0.00680
A×B×C	18.4	0.00001	16.0	0.00001

A：水稻品种 Rice variety；B：水稻器官 Rice organ；C：接虫密度 *Nilaparvata lugens* nymph density . 表 2 同 The same for Table 2 .

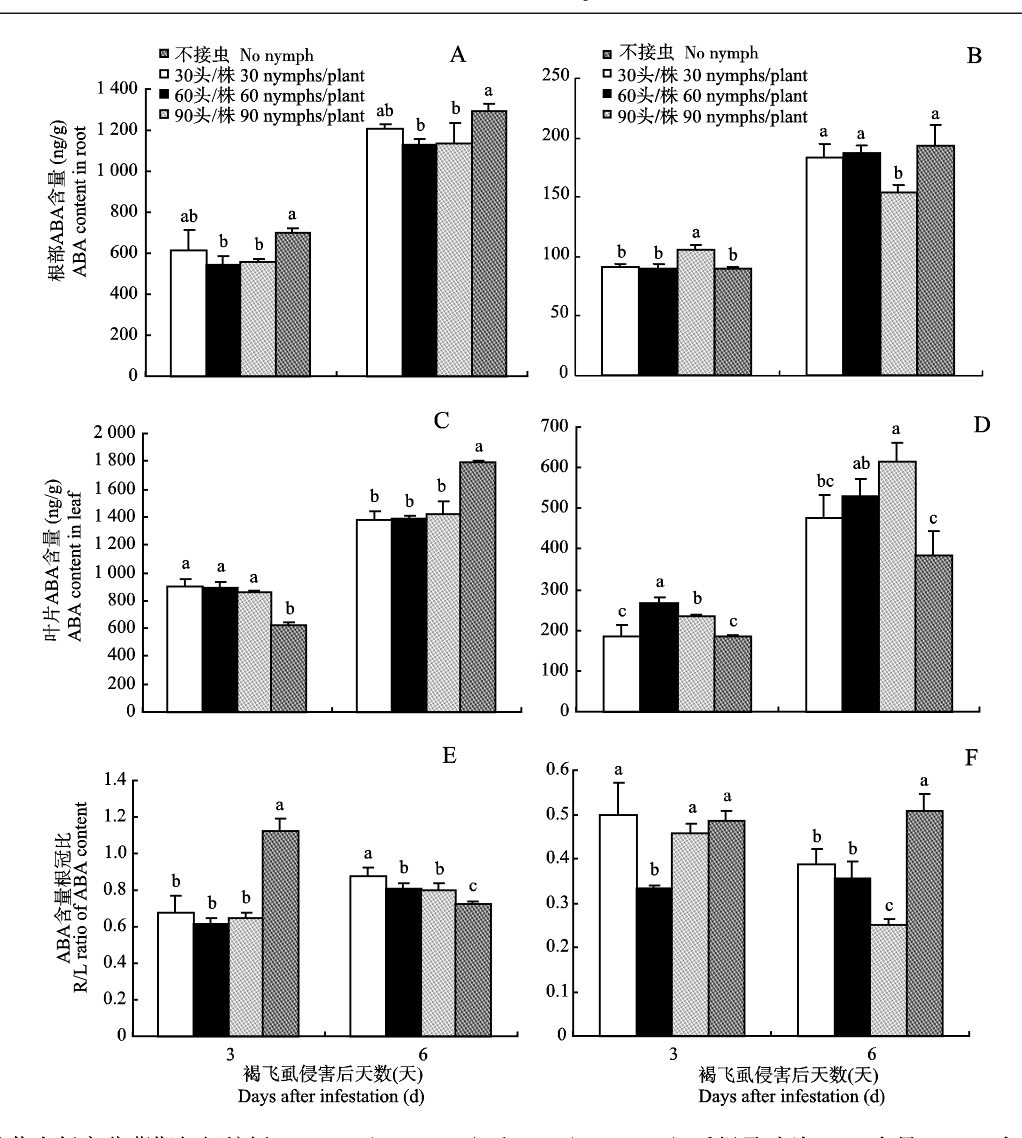


图 1 褐飞虱若虫侵害分蘖期超级培矮 64S/E32(A, C, E) 和 TN1(B, D, F) 后根及叶片 ABA 含量、ABA 含量根冠比变化

Fig. 1 Effects of *Nilaparvata lugens* nymph infestation on ABA contents in roots and leaves, and root/leaf ratio for super-high yield rice Peiai 64S/E32 (A, C, E) and TN1 (B, D, F) at the tillering stage

R/L ratio：根冠比 Root/Leaf ratio. 数据为平均值 ± 标准差，柱子上标有不同小写字母表示同一品种、同一侵害时间、同一器官内差异显著 ($P<0.05$, t test)；下同。The values indicated means ± *SD*. For the same time of *Nilaparvata lugens* nymph infestation, at the same organ of the same rice variety, significant difference was found among the data with different lowercase letters at $P=0.05$ (t test). The same below.

褐飞虱侵害后 6 d，品种间、根冠间、接虫密度间均有显著差异($F=5\ 071.9$, $df=1, 32$, $P=0.00001$; $F=493.9$, $df=1, 32$, $P=0.00001$; $F=13.1$, $df=3, 32$, $P=0.00001$)(表 1)。品种器官间无显著交互作用($F=0.4$, $df=1, 32$, $P=0.54249$)。品种接虫密度间、器官接虫密度间均有显著交互作用($F=37.5$, $df=3, 32$, $P=0.00001$; $F=4.9$, $df=3, 32$, $P=0.00680$)。品种器官接虫密度三者间有显著交互作用($F=16.0$, $df=3, 32$, $P=0.00001$)(表 1，图 1)。

2.1.2 ABA 含量变化趋势分析：多重比较后发现，两个水稻品种之间，超级培矮 64S/E32 体内 ABA 含量比 TN1 高得多；不同器官之间，叶片的 ABA 含量也明显高于根部。不同褐飞虱密度侵害后导致 ABA 含量变化主要取决于水稻品种、器官和飞虱密度。

60 和 90 头褐飞虱/株侵害超级培矮 64S/E32 后 3 d 根部 ABA 含量显著下降，分别下降 21.90% 和 20.70%，30 头/株侵害后根部 ABA 含量变化不明显；30，60 和 90 头/株侵害后 3 d 叶片 ABA 含量显著上升，分别上升了 44.12%，42.51% 和 37.59%。30，60，90 头/株侵害后 3 d ABA 含量

根冠比显著下降，分别下降 39.45%，45.27% 和 42.42%。60 和 90 头/株侵害后 6d 根部 ABA 含量显著下降，分别下降 12.88% 和 12.10%；30，60 和 90 头/株侵害后叶片 ABA 含量显著下降，分别下降了 23.56%，22.61% 和 21.11%，ABA 含量根冠比显著上升，分别上升了 22.36%，12.58% 和 11.37%(表 3)。

褐飞虱侵害 TN1 后 3 d，根部 ABA 含量在 90 头/株侵害后显著上升了 18.68%(表 3)，30 和 60 头/株侵害后变化不明显；60 和 90 头/株侵害后叶片 ABA 含量显著上升，分别上升了 44.91% 和 26.39%；ABA 含量根冠比在 60 头/株侵害后显著下降了 31.33%，其余处理变化不明显。90 头/株侵害后 6 d 根部 ABA 含量显著下降了 20.65%；60 和 90 头/株侵害后叶片 ABA 含量显著上升，分别上升了 38.67% 和 60.55%；30，60 和 90 头/株侵害后 ABA 含量根冠比显著下降，分别下降了 23.89%，30.13% 和 50.85%(表 3)。

2.2　褐飞虱侵害灌浆期两水稻品种后根、叶片(冠)ABA 含量的变化

2.2.1　不同水稻品种、器官和接虫密度间 ABA 含量的差异显著性和交互作用分析：水稻灌浆期，褐飞虱侵害后 3 d，品种间、根冠间、接虫密度间均有显著差异(F = 4 557.0，df = 1，32，P = 0.00001；F = 1 122.3，df = 1，32，P = 0.00001；F = 18.6，df = 3，32，P = 0.00001)(表 2，图 2)。品种器官间、品种接虫密度间、器官接虫密度间均有显著交互作用(F = 119.3，df = 1，32，P = 0.00001；F = 20.6，df = 3，32，P = 0.00001；F = 13.0，df = 3，32，P = 0.00001)。品种器官接虫密度间有显著交互作用(F = 8.5，df = 3，32，P = 0.00026)。

褐飞虱侵害后 6 d，品种间、根冠间、接虫密度间均有显著差异(F = 9 273.3，df = 1，32，P = 0.00001；F = 2 744.5，df = 1，32，P = 0.00001；F = 28.4，df = 3，32，P = 0.00001)(表 2，图 2)。品种器官间、品种接虫密度间、器官接虫密度间均有显著交互作用(F = 350.7，df = 1，32，P = 0.00001；F = 74.5，df = 3，32，P = 0.00001；F = 15.6，df = 3，32，P = 0.000001)。品种器官接虫密度间有显著交互作用(F = 9.8，df = 3，32，P = 0.00010)。

2.2.2　ABA 含量变化趋势分析：多重比较后发现，两个水稻品种之间，协优 963 体内 ABA 含量比 TN1 高得多；不同器官之间，叶片的 ABA 含量也明显高于根部。不同褐飞虱密度侵害后导致 ABA 含量变化主要取决于水稻品种、器官和飞虱密度。

表 2　褐飞虱若虫侵害灌浆期两水稻品种后 ABA 含量的方差分析

Table 2　Analysis of variance for ABA contents in rice under infestation by *Nilaparvata lugens* nymphs at the grain-filling stage

变异来源 Variance source	褐飞虱侵害后天数 Days after infestation (d) 3		6	
	F 值 F value	P 值 P value	F 值 F value	P 值 P value
A	4 557.0	0.00001	9 273.3	0.00001
B	1 122.3	0.00001	2 744.5	0.00001
C	18.6	0.00001	28.4	0.00001
A × B	119.3	0.00001	350.7	0.00001
A × C	20.6	0.00001	74.5	0.00001
B × C	13.0	0.00001	15.6	0.00001
A × B × C	8.5	0.00026	9.8	0.00100

80 头/株侵害协优 963 后 3 d 根部 ABA 含量显著上升了 11.11%；40，80 和 120 头/株侵害后叶片 ABA 含量显著上升，分别上升了 36.72%，22.52% 和 12.76%；40 和 120 头/株侵害后 ABA 含量根冠比显著下降了 22.40% 和 11.92%。40 和 120 头/株侵害协优 963 后 6 d 根部 ABA 含量显著下降了 14.77% 和 20.05%，40，80 和 120 头/株侵害后叶片 ABA 含量显著下降，分别下降 21.47%，11.55% 和 13.45%。80 头/株侵害后协优 963 ABA 含量根冠比显著上升了 15.71%(表 3)。

30 头/株侵害 TN1 后 3 d 根部 ABA 含量显著下降了 4.45%，120 头/株侵害后根部 ABA 含量显著上升了 22.36%；40 和 120 头/株侵害后叶片 ABA 含量显著上升，分别上升了 11.27% 和 25.12%；40 头/株侵害后 ABA 含量根冠比显著下降了 14.13%，80 头/株侵害后 ABA 含量根冠比显著上升了 9.59%。40 头/株侵害后 6 d 根部、叶片 ABA 含量及 ABA 含量根冠比均显著上升，分别上升了 66.17%，14.17% 和 45.17%，80 和 120 头/株侵害后 6 d 根部、叶片 ABA 含量及 ABA 含量根冠比均无明显变化(表 3)。

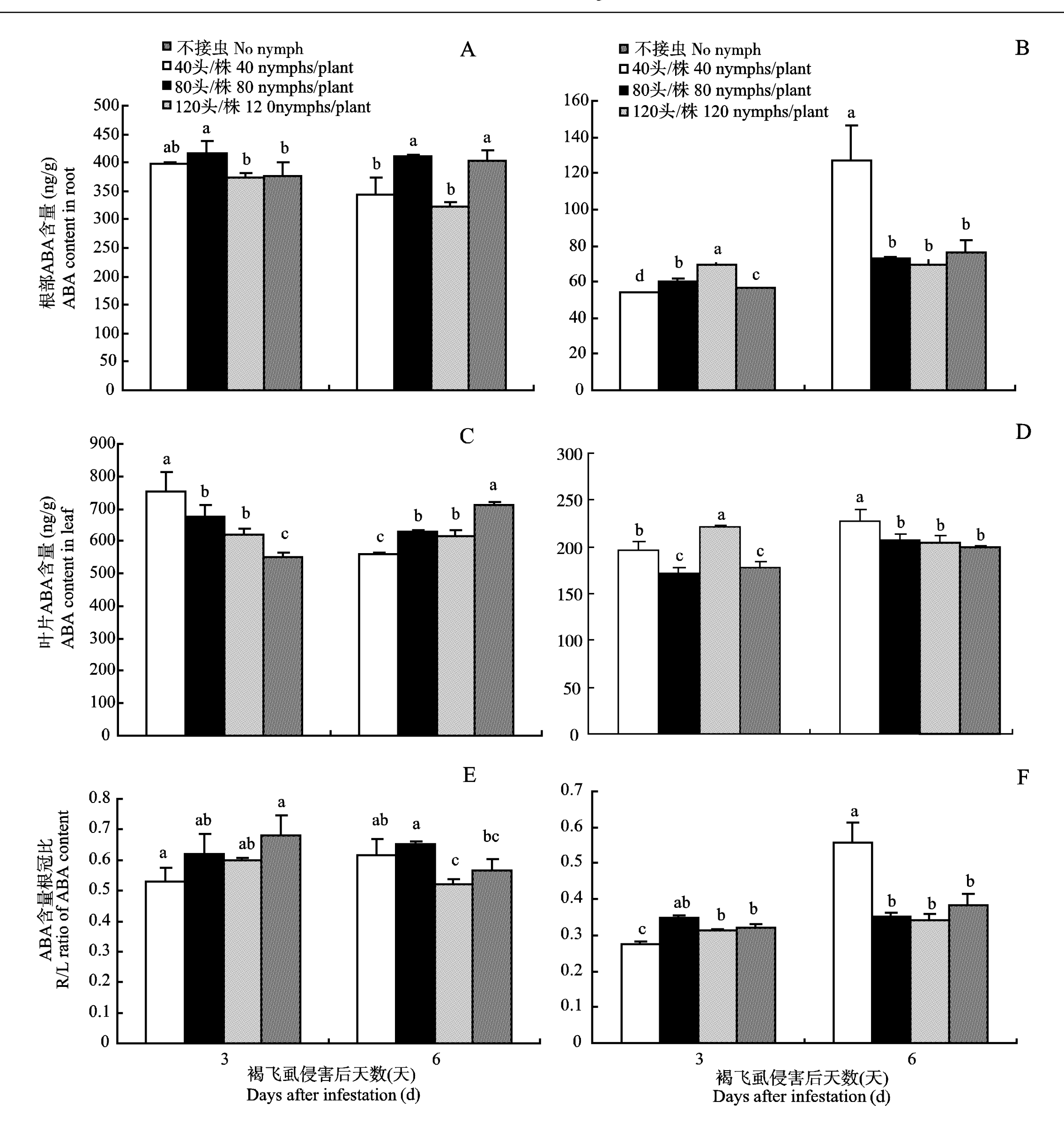


图 2 褐飞虱若虫侵害灌浆期协优 963(A, C, E)和 TN1(B, D, F) 后根及叶片 ABA 含量、ABA 含量根冠比变化

Fig. 2 Effects of *Nilaparvata lugens* nymph infestation on ABA contents in roots and leaves, and root/leaf ratio for Xieyou 963 (A, C, E) and TN1 (B, D, F) at the grain-filling stage

2.3 褐飞虱侵害不同生育期水稻体内 ABA 含量变化的对比分析

水稻在不同生育期受褐飞虱侵害后体内 ABA 含量变化的百分比反映出：分蘖期两品种的变化幅度较灌浆期大(表 3)，耐虫品种变化幅度较感虫品种大，持续期较感虫品种短；叶片变化幅度较根部大。两生育期比较来看，褐飞虱侵害后，耐虫品种叶片 ABA 含量先上升(3 d)后下降(6 d)，ABA 含量根冠比先下降(3 d)后上升(6 d)；感虫品种叶片 ABA 含量持续上升(3 d 和 6 d)，分蘖期根冠比持续下降(3 d 和 6 d)，灌浆期叶片先下降(3 d)后上升(6 d)。耐、感虫水稻品种根部变化均无明显规律。这些差别表明两种不同水稻(耐虫和感虫)品种受褐飞虱侵害后体内 ABA 含量变化的规律不同。本实验 ABA 含量的变化与刘井兰等(2006)文章中的玉米素核苷(ZR)这一内源激素的变化情况相反，这可能与两种激素的性质相反有关(表 3)。

表 3　水稻在不同生育期受褐飞虱若虫侵害后体内 ABA 含量变化百分比

Table 3　Percentages of increase or decrease of ABA contents in rice under infestation by *Nilaparvata lugens* nymphs at different developmental stages of rice varieties

水稻生育期 Developmental stage of rice	水稻品种 Rice variety	褐飞虱侵害后天数 Days after infestation (d)	飞虱密度(头/株) *N. lugens* density (nymphs/plant)	ABA 含量变化百分比 Percentages of increase or decrease of ABA content 水稻器官 Rice organ 根 Root	叶 Leaf	根冠比 R/L ratio
分蘖期 Tillering stage	超级培矮 64S/E32 Super-high yield rice Peiai 64S/E32	3	30	-12.42	44.12*	-39.45*
			60	-21.90*	42.51*	-45.27*
			90	-20.70*	37.59*	-42.42*
		6	30	-6.60	-23.56*	22.36*
			60	-12.88*	-22.61*	12.58*
			90	-12.10*	-21.11*	11.37*
	TN1	3	30	1.01	0.11	2.34
			60	-0.42	44.91*	-31.33*
			90	18.68*	26.39*	-6.12
		6	30	-5.12	24.54	-23.89*
			60	-2.94	38.67*	-30.13*
			90	-20.65*	60.55*	-50.85*
灌浆期 Grain-filling stage	协优 963 Xieyou 963	3	40	5.80	36.72*	-22.40*
			80	11.11*	22.52*	-9.15
			120	-0.51	12.76*	-11.92*
		6	40	-14.77*	-21.47*	8.51
			80	2.38	-11.55*	15.71*
			120	-20.05*	-13.45*	-7.66
	TN1	3	40	-4.45*	11.27*	-14.13*
			80	-6.09	-3.24	9.59*
			120	22.36*	25.12*	-2.29
		6	40	66.17*	14.17*	45.17*
			80	4.85	3.63	-8.10
			120	9.13*	2.31	-11.07

* 表示在同一生育期、同一品种、同一器官和相同侵害时间内与对照相比差异显著，百分率数据和显著性检验结果来自图 1 和图 2。Asterisk indicates showed that there were significant differences between the data of the same organ of the same rice variety at the same developmental stage for the same time after infestation by *Nilaparvata lugens* nymphs and that of the control. Percentages in the tables were calculated based on the data in Fig. 1 and Fig. 2.

3　讨论

植物根系的化学讯号通常是指由根系产生(包括根系合成和根系输出)对地上部植株生长发育起调控作用的化学物质(Bahrun *et al*., 2002; Boyer and Westgate, 2004)。水稻根系的化学讯号一般由激素、有机酸、糖和离子等组成(Aulakh *et al*., 2001)。根系的化学讯号可以向上输出，也可以向根周围输出。根系化学讯号最主要的为激素讯号，通过木质部传导直接对籽粒的生长发育和灌浆充实起重要的调控作用。根系化学讯号随基因型、环境、生长发育阶段以及栽培措施不同而有较大差异。在近 20 年的时间里，根-冠讯号传递一直是植

物生理学研究的一个热点(Croker *et al.*, 1998; Abd, 2001; Jackson *et al.*, 2002)。

本研究发现褐飞虱侵害对耐、感虫品种根系内源激素 ABA 含量产生了显著影响，并影响到叶片 ABA 的变化，且随褐飞虱密度的增大影响更显著，这种影响最终对水稻的生长和发育产生抑制。长期以来，植物体内的 ABA 一直被认为主要作用于调节器官脱落、休眠、抑制生长和气孔关闭，很多报道发现它还具有其他一些重要的生理功能，ABA 作为一种胁迫响应激素，启动植物体内的一些保护反应，如臭氧(Lin *et al.*, 2001)、盐分(La Rosa *et al.*, 1987)、寒冷和干旱(Mahajan and Tuteja, 2005)胁迫后，植株体都会出现 ABA 含量的迅速上升。褐飞虱作为一种生物胁迫因子，研究褐飞虱侵害后 ABA 含量的变化对于害虫综合治理具有重要的意义。

根冠比是根的干(鲜)重与地上部的干(鲜)重之比值，它是反映同化产物在植物体内分配的一项指标。根冠比大小与植物自身发育特性有关联，还受到环境因素的影响。如果作物生长不受任何条件的限制，则干物质在根、冠间只有一种分配模式，根、冠生长速率之间只有一个固定的比率(Zerihun *et al.*, 2000)；如果环境条件改变，则根、冠间的分配模式发生变化(Hunt *et al.*, 1998)。本实验利用植物内源激素 ABA 含量的根冠比变化看出随外界条件的改变，ABA 在根冠间的分配情况。

在水稻分蘖期，褐飞虱侵害超级培矮 64S/E32(耐虫品种)和 TN1(感虫品种)后 3 d，叶片 ABA 含量均显著上升，说明耐、感虫品种迅速启动体内的一些保护反应。一般认为，根系感受逆境信息，启动 ABA 合成系统，ABA 主要在根系合成，经木质部向上输送，作为逆境信号产生生理效应(Davies, 1987)，褐飞虱侵害后 ABA 向上输送的量较大，使地上部(包括叶片)产生一种保护反应，以适应环境条件的改变。侵害后 6 d，超级培矮 64S/E32 叶片 ABA 含量显著下降，根冠比显著上升，说明随褐飞虱侵害时间的延长，水稻根系要完成正常的生理活动以维持植株体需求，所以向上输送 ABA 量减少，可见耐虫品种可以通过自身调节体内的一系列变化来适应环境条件的改变。而 6 d 后，TN1 叶片 ABA 含量仍然显著上升，上升率较 3 d 明显，其中 90 头/株侵害后上升率高达 60.55%；ABA 含量根冠比显著下降，说明感虫品种还在利用体内保护机制，但一旦适应不了目前情况(TN1 叶片 ABA 含量仍显著上升)就会导致膜脂过氧化现象的发生，促进植株的衰老和死亡。从 TN1 植株外在的反应来看，植株变得矮小枯黄。

在水稻灌浆期，褐飞虱侵害后 3 d，协优 963(中抗、耐虫品种)和 TN1(感虫品种)变化类同于分蘖期耐、感虫品种的变化，两品种叶片 ABA 含量均显著上升，ABA 含量根冠比下降。侵害后 6 d，协优 963 叶片 ABA 含量下降，ABA 含量根冠比上升，同分蘖期超级培矮 64S/E32(耐虫品种)变化相同。而 TN1 在 40 头褐飞虱/株侵害后叶片 ABA 含量、ABA 含量根冠比显著上升，120 头/株侵害后根部 ABA 含量显著上升，其余处理无论叶片、根冠比变化均不明显。TN1 在灌浆期变化情况较复杂，这可能与灌浆期特殊的生理期决定的。灌浆期 TN1 叶片在褐飞虱侵害后 6 d 虽上升，但上升幅度没有 3 d 时明显。

褐飞虱侵害后 3 d，无论是耐虫品种还是感虫品种，分蘖期、灌浆期的水稻根部、叶片 ABA 含量几乎均有显著诱导上升作用(除个别低密度 30 头/株影响不显著外)，这说明短期内植株体在生物胁迫下产生诱导反应。侵害后 6 d，耐虫品种 ABA 含量根冠比加大，对保持根系对水培液营养成分的吸收有利；感虫品种在高密度褐飞虱侵害后植株调节能力有限，植株生长受到阻滞，从植株外在的反应来看，褐飞虱侵害后植株变黄变矮，这些表征现象利于虱烧的发生。但本实验由于所研究的时间段只局限于 6 d(因 6 d 后水培液要及时更换)，6 d 后耐、感虫品种的根 ABA 含量、叶片含量和 ABA 含量根冠比的变化规律如何，这还有待于进一步研究。

由此可见，ABA 作为一种内源激素，其在耐、感虫品种根冠间的分配具有重要的意义。因此，叶片 ABA 含量及 ABA 含量根冠比也许可以看作水稻对褐飞虱耐性或补偿能力的一个生化指标。

参 考 文 献 (References)

Abd AMH, 2001. Regulation of nodule formation in soybean-*Bradyrhizobium* symbiosis is controlled by shoot or/and root signals. *Plant Growth Regulation*, 34(3): 241 - 250.

Aulakh MS, Wassmann R, Bueno C, Kreuzwieser J, Rennenberg H, 2001. Characterization of root exudates at different growth stages of ten rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. *Plant Biology*, 3(2): 139 - 148.

Bahrun A, Jensen CR, Asch F, Mogensen VO, 2002. Drought-induced changes in xylem pH, ionic composition, and ABA concentration act

as early signals in field-grown maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*, 53(367): 251 – 263.

Boyer JS, Westgate ME, 2004. Grain yields with limited water. *Journal of Experimental Botany*, 55(407): 2 385 – 2 394.

Chen JM, Yu XP, Cheng JA, Zheng XS, Xu HX, Lu ZX, Zhang JF, Chen LZ, 2005. Plant tolerance against insect pests and its mechanisms. *Acta Entomologica Sinica*, 48(2): 262 – 272. [陈建明，俞晓平，程家安，郑许松，徐红星，吕仲贤，张珏锋，陈列忠，2005. 植物耐虫性研究进展. 昆虫学报，48(2): 262 – 272]

Chen XH, Liu K, Xi LL, Wang ZQ, Yang JC, 2005. Effects of soil moisture and nitrogen on abscisic acid and cytokinin contents in the aboveground plant parts of rice. *Acta Agronomica Sinica*, 31(11): 1 406 – 1 414. [陈新红，刘凯，奚岭林，王志琴，杨建昌，2005. 土壤水分与氮素对水稻地上器官脱落酸和细胞分裂素含量的影响. 作物学报，31(11): 1 406 – 1 414]

Croker J, Witte WT, Auge RM, 1998. Stomatal sensitivity of six temperate, deciduous tree species to non-hydraulic root-to-shoot signaling of partial soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 49 (321): 761 – 774.

Davies PJ, 1987. The plant hormones: Their nature, occurrence, and functions. In: Davies PJ ed. Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Martinus Nijhoff Publishers, the Netherlands. 1 – 11.

Hunt HW, Morgan JA, Read JJ, 1998. Simulating growth and root-shoot partitioning in prairie grasses under elevated atmospheric CO_2 and water stress. *Annals of Botany*, 81(4): 489 – 501.

Jackson MB, 2002. Long-distance signaling from roots to shoots assessed: the flooding story. *Journal of Experimental Botany*, 53 (367): 175 – 181.

La Rose PC, Hasegawa PM, Rhodes D, Clithero JM, Watad A, Bressan RA, 1987. Abscisic acid stimulated osmotic adjustment and its involvement in adaptation of tobacco cells to NaCl. *Plant Physiology*, 85(1): 174 – 181.

Lin D, Lur HS, Chu C, 2001. Effect of abscisic acid on ozone tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seeding. *Plant Growth Regulation*, 35 (3): 295 – 300.

Liu CL, Chen HP, Liu EE, Peng XX, Lu SY, Guo ZF, 2003. Multiple tolerance of rice to abiotic stresses and its relationship with ABA accumulation. *Acta Agronomica Sinica*, 29(5): 725 – 729. [刘春玲，陈慧萍，刘娥娥，彭新湘，卢少云，郭振飞，2003. 水稻品种对几种逆境的多重耐性及与 ABA 的关系. 作物学报，29 (5): 725 – 729]

Liu JL, Qiu ZH, Wu JC, Wang P, Yu JF, Wang F, 2006. Dynamics of zeatin riboside content in leaves and roots of two rice varieties at two developmental stages under the infestation stress by the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål) (Homoptera: Delphacidae). *Acta Entomologica Sinica*, 49(1): 86 – 92. [刘井兰，仇正华，吴进才，王鹏，于建飞，王芳，2006. 褐飞虱胁迫下两种水稻不同生育期玉米素核苷含量动态. 昆虫学报，49(1): 86 – 92]

Lu ZX, Yu XP, Tao LY, Wu GR, Chen JM, Zheng XX, Xu HX, 2002. Resistance evaluation of newly-bred rice varieties (lines) to brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) in China. *Scientia Agricultura Sinica*, 35(2): 225 – 229. [吕仲贤，俞晓平，陶林勇，巫国瑞，陈建明，郑许松，徐红星，2002. 水稻新品种(系)对褐飞虱抗性的评价. 中国农业科学，35(2): 225 – 229]

Mahajan S, Tuteja N, 2005. Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444 (2): 139 – 158.

Nooden LD, Singh S, Letham DS, 1990. Correlation of xylem sap cytokinin levels with monocarpic senescence in soybean. *Plant Physiology*, 93(1): 33 – 39.

Steenvoorden DP, van Henegouwen GM, 1997. The use of endogenous antioxidants to improve photoprotection. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 41(1): 1 – 10.

Strauss SY, Agrawal AA, 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 14(9): 179 – 185.

Tang QY, Feng MG, 2002. DPS Data Processing System for Practical Statistics. Science Press, Beijing. 65 – 70. [唐启义，冯明光，2002. 实用统计分析及其 DPS 数据处理系统. 北京：科学出版社. 65 – 70]

Thakur P, Kumar S, Malik JA, Berger JD, Nayyar H, 2010. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 67(3): 429 – 443.

Toh S, Imamura A, Watanabe A, Nakabayashi K , Okamoto M, Jikumaru Y, Hanada A, Y Aso, K Ishiyama, Noriko Tamura, Iuchi S, Kobayashi M, Yamaguchi S, Kamiya Y, Nambara E, Kawakami N, 2008. High temperature-induced abscisic acid biosynthesis and its role in the inhibition of gibberellin action in *Arabidopsis* seeds. *Plant Physiology*, 146(3): 1 368 – 1 385.

Yoshida S, Fomo DA, Cock JH, Gomez KA (Translated by Information and Documentation Services of Research Institute of Beijing Academy of Agricultural Sciences), 1975. Routine procedure for growing rice plants in culture solution. In: Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice. 2nd ed. Science Press, Beijing. 57 – 63. [吉田昌一，福尔诺 DA，科克 JH，戈梅斯 KA(北京市农业科学院作物研究所资料情报组译)，1975. 稻株水培的常规方法. 水稻生理学实验手册(第二版). 北京：科学出版社. 57 – 63]

Zerihun A, Gutschick VP, Bassirirad H, 2000. Compensatory roles of nitrogen uptake and photosynthetic N-use efficiency in determining plant growth response to elevated CO_2: Evaluation using a functional balance model. *Annals of Botany*, 86: 723 – 730.

Zhang J, Jia W, Yang J, 2004. ABA in plant water stress signaling. *Proceedings of Indian Notional Sciences of Academy*, 70B(3): 367 – 377.

（责任编辑：赵利辉）